Ne

LAING MEDICAL LIBRARY

Ueber das

Phänomen der Lücke

bei elektrischer Nervenreizung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde einer h. medicin. Facultät in Bern

vorgelegt von

Ludmilla Nemerowsky

aus **Charkow** (Russland).

Von der Facultät zum Druck genehmigt auf Antrag von Herrn Professor *Grützner*.

Bern, den 11. Juli 1883.

Der Dekan:

Prof. Dr. L. Lichtheim.

BERN

Buchdruckerei von R. F. Haller-Goldschach

1883

Ueber das

Phänomen der Lücke

bei elektrischer Nervenreizung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde einer hohen medicinischen Facultät in Bern

vorgelegt von

Ludmilla Nemerowsky

aus **Charkow** (Russland).

Von der Facultät zum Druck genehmigt auf Antrag von Herrn Professor *Grützner*.

Bern, den 11. Juli 1883.

Der Dekan:

Prof. Dr. **L. Lichtheim.**

BERN

Buchdruckerei von R. F. Haller-Goldschach

1883

Ueber das Phänomen der Lücke bei elektrischer Nervenreizung.

Historische Vorbemerkungen.

Im Jahre 1864 veröffentlichte *Fick**) eine eigenthümliche Thatsache, die von ihm mit dem Namen der *Lücke* bezeichnet wurde und unter folgenden Bedingungen zu Stande kam. Reizte er den Nerv eines Nervmuskelpräparates mit kurz dauernden aufsteigenden Strömen, sogenannten Stromstössen, die sich aus einer Schliessungs- und Oeffnungswirkung zusammensetzten, so zeigte sich, dass je stärker die Ströme wurden, die Zuckungshöhen des Muskels im Allgemeinen zunahmen, bei weiterer Verstärkung jedoch sich verkleinerten oder selbst ganz ausblieben. Bei noch weiterer Verstärkung traten sie wieder auf und überschritten sogar die maximale Grösse („übermaximale Zuckungen"). Dieses Ausbleiben der Zuckungen nannte er *Lücke*.

Weiterhin zeigte er, dass diese Lücke nicht bloss von der Stärke der Stromstösse, sondern auch von deren Zeitdauer abhängt und dass die Lücke auch durch aufsteigende Schliessungsinductionsströme erzeugt werden kann.**)

Fick erklärte sich das Zustandekommen der Lücke in der Weise, dass der an der Kathode ausgelöste Schliessungsreiz mit der Stärke der Ströme in bestimmter Weise wachse; zu gleicher Zeit, aber in anderer Art wachse auch die Schwierigkeit für das Durchtreten des Reizes durch die Anode. Bei schwachen Strömen gelange der Reiz durch diese anodische Stelle hindurch, bei stärkeren überwiege die Hemmung den Reiz, welcher daher nicht in den Muskel gelangen kann (Lücke). Bei noch stärkeren Strömen

*) Untersuchung über elektrische Nervenreizung. Braunschweig 1864.

**) Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. 1866. Seite 48.

nehme die Hemmung wieder im Verhältniss zum Reiz ab, so dass dieser wieder nach abwärts gelangen kann.

Weitere Studien über dasselbe Phänomen wurden von *Tiegel**) angestellt. Dieser bediente sich lediglich der Inductionsströme, welche er durch Annäherung oder Entfernung beider Inductionsrollen verstärkte oder abschwächte.

Auf Seite 28, 30 und 31 genannter Arbeit spricht er folgende Sätze aus:

I. „Bei jedem Nerven in jedem Stadium nach der Präparation lässt sich für jede Stromrichtung auf der Schlittenscala ein Intervall (Lücke von *Fick*) finden, innerhalb dessen der zu den gereizten Nerven gehörende Muskel nicht zuckt, während er zuckt bei Stellungen der sekundären Spirale sowohl vor, wie hinter diesem Intervall."

II. „Es lassen sich bei jedem Nerven ein oder mehrere Paare von Schlittenstellungen finden, bei denen folgende Erscheinung eintritt. Bei der Stellung I seien beide Spiralen weiter auseinander als bei der Stellung II; schaltet man nun in die regelmässig sich folgenden Reize für die Stellung I einen oder mehrere Reize bei der Stellung II ein, so bekommt man jedesmal für die nächsten 20—60 Zuckungen eine Erhöhung in der Art, dass die Verbindungslinie der oberen Endpunkte dieser Zuckungen eine Gerade ist, die so lange sinkt, bis sie die Gerade, welche der Muskel ohne Reizänderung gezeichnet haben würde, schneidet; nachher zuckt der Muskel in dieser weiter."

III. „Es lassen sich bei jedem Nerven ein oder mehrere Paare von Schlittenstellungen finden, bei denen, wenn I wiederum die weitere, II die nähere ist, und in die regelmässigen Reize I ein oder mehrere Reize II eingeschaltet werden, die nächsten 20—60 Zuckungen der I niedriger sind als vorher, in der Art, dass ihre Verbindungslinie eine ansteigende Gerade ist, die so lange ansteigt, bis sie die Gerade, welche der Muskel ohne Reizänderung gezeichnet haben würde, schneidet."

Tiegel fand weiter, dass sowohl aufsteigende, wie auch absteigende Reizströme das Intervall erzeugten, während es *Fick* nur mit aufsteigenden erhalten konnte. Durch diese Thatsache *Tiegel's* wird natürlich die obige von *Fick* gegebene Erklärung als unzureichend erwiesen. Es ist also durch diese beiden Arbeiten eine

---

*) Abdruck aus den Berichten der mathematisch-physischen Klasse der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. 1875.

ausreichende Erklärung für die Lücke nicht gegeben, zudem von *Tiegel* eine Erklärung gar nicht versucht worden.

Einen weiteren Fortschritt in der Erkenntniss dieser Erscheinung bringt eine Arbeit von *Grützner*,*) in welcher folgende bisher unbekannte Thatsachen erörtert werden.

Grützner zeigt, dass die Wirkung von elektrischen Reizströmen unter anderem auch wesentlich abhängt von der Richtung und Stärke der in den Nerven selbst vorhandenen Ströme. Sind der Reiz- und Nervenstrom einander gleichgerichtet (beide z. B. absteigend), so genügen schon ausserordentlich schwache Reizströme, um verhältnissmässig starke Wirkungen hervorzubringen; sind beide Ströme entgegengesetzt gerichtet, so lösen oft viel stärkere Reizströme schwache oder selbst gar keine Wirkungen aus. Einen ganz besonderen Fall dieser Interferenzen des Reiz- und Nervenstromes sehen wir dann eintreten, wenn irgend eine Nervenstelle, in welcher z. B. ein absteigender Strom vorhanden ist, mit immer stärker werdenden aufsteigenden Strömen gereizt wird. Alsdann zeigt sich nämlich, dass entgegen dem *Pflüger*'schen Zuckungsgesetze schon bei sehr schwachen Strömen Oeffnungszuckungen eintreten, welche zuerst an Grösse zu-, dann abnehmen, hierauf völlig verschwinden und schliesslich wieder an Grösse zunehmen. Die dazu gehörigen Schliessungszuckungen beginnen, wie schon oben gesagt, viel später und zeigen dann, was ihr allmäliges Anwachsen anlangt, keine besonderen Eigenthümlichkeiten, können aber auch, was von besonderer Wichtigkeit ist, vollständig fehlen.

Die eigenthümliche Lücke in der Reihe der Oeffnungserregungen, die von *Grützner* entdeckt wurde, glaubte er in folgender Art deuten zu müssen (Seite 168—169). „Es fragt sich nun, wie kann man sich alle diese sonderbaren Thatsachen deuten? Wie namentlich ist die bisher völlig unbekannte Lücke in der Reihe der Oeffnungszuckungen zu erklären? Noch bevor ich diese Lücke beobachtet habe, stellte ich folgende Betrachtungen an. Wenn im Nerven ein Strom vorhanden ist, gegen welchen ein Reizstrom geschickt wird, so giebt es bei der Schliessung und Oeffnung dieses Reizstromes folgende Möglichkeiten. Der Reizstrom ist entweder schwächer, gleich oder stärker als der Nervenstrom. Im ersten Falle würde bei Schliessung des Reizstromes sich der Nervenstrom abschwächen und bei Oeffnung desselben wieder auf seine frühere Höhe zurückkehren. Wäre der Reizstrom gleich dem Nervenstrom, so würde bei Schliessung des ersteren der Nervenstrom auf Null sinken, bei

*) Pflüger's Archiv, Band 28, Seite 130.

dessen Oeffnung von Null aus zu seiner vollen Höhe ansteigen. Wäre schliesslich der Reizstrom grösser als der Nervenstrom, so würde bei Schliessung des ersteren in den Nerven ein um den Nervenstrom verminderter und diesem entgegengesetzter Strom einbrechen, bei dessen Oeffnung hingegen dieser verminderte Reizstrom verschwinden und in den momentan stromlosen Nerven der Nervenstrom wieder von Null aus aufsteigen. Je nachdem also verschieden grosse Reizströme zur Anwendung kommen, wird bei ihrem Verschwinden aus dem Nerven entweder 1) ein im Nerven vorhandener, sehr geringfügiger Strom sich ein wenig vergrössern oder 2) in den vollständig stromlosen Nerv ein Strom von der Grösse und Richtung des Nervenstromes (der Nervenstrom selbst) einbrechen, oder 3) zunächst ein mehr oder weniger starker Strom aus dem Nerven verschwinden und ein diesem entgegengesetzter von der Grösse und Richtung des Nervenstromes (der Nervenstrom selbst) entstehen."

Von diesen drei Stromschwankungen wirkt nun nach *Grützner* 1 und 3 reizend, 2 dagegen nicht reizend; denn wenn ein im Nerven vorhandener Strom nur um ein Geringes vergrössert wird, so wirkt diese Vergrösserung verhältnissmässig stark reizend, weil, wie *Hermann* in seinem Handbuche*) und auch neuerdings**) in Uebereinstimmung mit *Grützner* ausgeführt hat, ein derartiger Reiz an der Kathode des Bestandstromes, also an einer ungemein erregbaren Stelle ausgelöst wird.

Die Stromschwankung 2, wiewohl sie an sich viel stärker ist als 1, wirkt dagegen nicht reizend, wenn sie sich von Null aus oder einer der Null nahen Grösse vollzieht; denn hier trifft der Reiz keine besonders erregbare Stelle.

Die Stromschwankung 3 wirkt dagegen reizend, weil plötzlich in den Nerven ein Strom einbricht, nachdem kurz vorher ein entgegengesetzt gerichteter Strom ebendieselbe Stelle durchsetzt hat. (*Volta*'sche Alternative).

Auf Anregung und unter Anleitung von Herrn Prof. *Grützner*, dem ich hierfür zu bestem Dank verpflichtet bin, unternahm ich es nun, im physiologischen Institut der Berner Hochschule diese Frage über die Entstehung der Lücke weiter zu verfolgen, und erlaube mir, die Resultate dieser Untersuchungen hiermit zu publiziren.

---

*) Handbuch der Physiologie, Band II, Seite 77.
**) *Pflüger's* Archiv, Band 30, Seite 12.

Eigene Untersuchungen.

A. Methode und theoretische Bemerkungen.

Zur Reizung der Nerven wurden stets *Daniell*'sche Elemente von mittlerer Grösse (ein oder zwei) verwendet. Die Poldrähte führten zunächst zu einem Stromwender und von hier der eine zu einem Quecksilbercontactschlüssel und dem Ende eines geraden Compensators, während der andere ohne Unterbrechung mit dem Anfang des geraden Compensators in Verbindung stand. In bekannter Weise ging von dem Anfang des Compensators ein zweiter Draht, wiederum durch einen Quecksilbercontactschlüssel unterbrochen zu der einen unpolarisirbaren Electrode, während der auf dem Compensatordrahte mittelst einer eigenen Klemmvorrichtung angebrachte Leitungsdraht zu der zweiten Electrode führte. Die Electroden waren von der Grösse und Einrichtung, wie sie *Grützner* in oben erwähnter Arbeit beschrieben hat. Sie befanden sich mit dem Nervmuskelpräparate in dem *Pflüger*'schen Myographion.

Der Compensator hatte folgende Einrichtung: Auf einem über einen Meter langen Brette waren parallel über einander drei Neusilberdrähte, jeder 0,5 ^{mm} dick, so angespannt und durch zwei kurze dicke Kupferbügel so mit einander verbunden, dass sie einen hin und her gebogenen, annähernd drei Meter langen Draht bildeten von folgender Gestalt ⊓⊓. Auf die Drähte wurde ein nach dem Prinzip der Klemmpincetten construirter Klemmer aufgesetzt, der erstens, weil er unten an seiner federnden Branschen dick und massig war, auf jeder Stelle der Drähte fest stand und zweitens, weil gut vernickelt und stark federnd, mit Sicherheit den metallischen Contact herstellte. Zudem konnte er mit grösster Leichtigkeit wie eine Klemmpincette auf einem und demselben Drahte verschoben und von einem auf den andern Draht gesetzt werden. Man war also im Stande, als Nebenschliessung allmälig jene drei Meter Neusilberdraht einzuschalten. Die beiden kurzen Kupferbügel, die ja einen ausserordentlich kleinen Widerstand hatten, blieben dabei unberücksichtigt. Schliesslich verdient noch Erwähnung, dass der Reizstrom durch den erst erwähnten Contactschlüssel in dem sogenannten Ketten- oder Hauptkreise und durch den zweiten in dem sogenannten Nerven- oder Nebenkreise geschlossen und geöffnet werden konnte.

Die Zuckungen des Muskels wurden auf berusstes Glanzpapier aufgezeichnet und mit Photographierlack fixirt.

Bevor wir zu der Beschreibung und Besprechung unserer Resultate übergehen, ist es nothwendig, sich ein klares Bild zu machen von der Art und Richtung der in dem Nerven nahe seinem Querschnitte vorhandenen Ströme und der Art und Weise, wie sie sich im Nerven selbst und durch einen angelegten Bogen ausgleichen und durch äussere ihnen zugeleitete Ströme modificirt werden. Der Einfachheit halber nehmen wir an, der Nerv bestehe aus drei einzelnen Nervenfasern a, b, c, deren jede von den andern durch indifferentes Zwischengewebe getrennt ist und mit den betreffenden Muskeln (A, B, C) in Verbindung steht. Wie bekannt steigen die Ströme von den Querschnitten in den Nerven abwärts, um sich durch die indifferenten Zwischenschichten auszugleichen. (Siehe *Hermann*, Handbuch der Physiologie, Bd. 2, S. 180.) Ein leitender Bogen, dessen eines Ende dem Querschnitte, dessen anderes in verschiedener Entfernung von demselben auf dem Längschnitte des Nerven aufgesetzt wird, nimmt einen gewissen Antheil jener Ströme, die sich sonst durch die indifferenten Umhüllungsmassen ausgeglichen hätten, in sich selbst auf. Die Grösse dieser Ströme, d. h. ihre elektromotorische Kraft zeigt nun bedeutende Grössenunterschiede je nach der Spannweite der an den Nerven angelegten Elektroden. Eine Reihe messender Versuche, welche wir nach dieser Richtung hin angestellt haben, ergaben uns folgende Resultate. Setzt man die Elektroden einander sehr nahe ($0{,}_5$—$1{,}_0$ mm), die eine am Querschnitte, die andere am Längsschnitte, so gehen verhältnissmässig wenig Ströme durch den ableitenden Bogen. Ihre elektromotorische Kraft ist klein; sie sei = 1, ausgedrückt durch die Länge der Nebenschliessung, welche gerade ausreicht, um den durch den Bogen und die Boussole gehenden Strom in bekannter Weise zu compensiren. Bei 5 bis 7 mm Spannweite ist die elektromotorische Kraft ein Maximum und zwei bis drei Mal so gross; bei noch grösserer Spannweite wird sie wiederum kleiner. Alles dies gilt für mittelgrosse Frösche.

Jene Stelle des Längsschnittes, von welcher aus, wenn die eine Elektrode am Querschnitte liegt, die stärksten Ströme abgeleitet werden können, liegt etwas unter der Mitte zwischen dem Querschnitte, den man so nahe wie möglich am Austritt aus dem Wirbelkanal durch Umschnürung des Nerven mit einem Faden anzulegen hat und jenem Orte, wo die drei Nerven des Hüftgeflechtes sich zu einem Stamme vereinigen. Eine grössere Spannweite der Elektroden lässt die elektromotorische Kraft abnehmen, offenbar aus dem

Grunde, weil von der Stelle, wo die drei Nerven sich vereinigen, aufsteigende Ströme nachgewiesen werden können, welche zum Theil die absteigenden schwächen.

Ausserordentlich deutlich zeigt sich daher die Verschiedenheit der Reizerfolge am Nerven je nach der Spannweite der Reizelektroden sowohl für auf- wie absteigende Ströme verändert. Bleiben wir zuerst bei letzteren stehen, so ergiebt sich, dass wenn die Elektroden die günstige Entfernung von 7 bis 5 ^{mm} haben, dann eine Zuckung schon eintritt bei äusserst schwachen Strömen (Nebenschliessung N = 10 Ctm., ein Daniell). Rückt man die Elektroden näher, so sind jetzt trotz des geringeren Wiederstandes dieselben Reizströme unwirksam; man muss sie etwa auf das Vier- bis Sechsfache verstärken. Entfernt man die Elektroden dagegen noch weiter als 7 ^{mm} von einander, so treten die Zuckungen verhältnissmässig noch später auf, selbst wenn man den grösseren Widerstand berücksichtigt. Im übrigen aber werden hier die Erscheinungen verwickelt, weil die Elektroden über einen Nervenabschnitt gespannt sind, in welchem sowohl ab- wie aufsteigende Ströme vorhanden sind.

Reizt man mit Strömen, welche dem Nervenstrome entgegengesetzt verlaufen (sogenannten Gegenströmen), so tritt, was auf das Erste befremdet, ungefähr dieselbe Thatsache auf; man bedarf auch starker Gegenströme, um Zuckungen zu erhalten. Und man sollte doch glauben, dass der geringfügige elektrische Nervenstrom, welcher durch die Elektroden von geringer Spannweite geht, eher übercompensirt werden müsse und dadurch Reizung auftrete, als wenn ein stärkerer Strom bei entfernten Elektroden zu übercompensiren wäre. Indess dürfte wohl folgendes Gleichniss im Wesentlichen diese Resultate erklären.

Denken wir uns ein cylindrisches Gefäss mit Flüssigkeit gefüllt, welche im Sinne des Uhrzeigers in dem Gefässe kreist. Wollen wir nun mit einem kleinen Stäbchen, welches in einer entgegengesetzten Richtung, wie die rotirende Flüssigkeit bewegt wird, diese zum Stehen bringen oder ihre Bewegung umkehren, so ist diess selbstverständlich nur in höchst beschränktem Maasse möglich. Der Regel nach werden sich stets folgende Bewegungen beobachten lassen. Gewisse Theile der Flüssigkeit werden ihre alte Richtung und Geschwindigkeit beibehalten, andere nur die Richtung bei verminderter Geschwindigkeit, noch andere werden still stehen und die letzten, die dem Stäbchen am nächsten liegen, in entgegengesetzte Bewegung gerathen. Der Einfluss des Stäbchens auf die Bewegung der Flüssigkeit wird um so grösser sein, 1. je breiter dasselbe ist,

2. je schneller es bewegt wird, 3. je nachdem es dem Centrum oder der Peripherie nahe geführt wird. Wir nehmen ferner an, wir wollen die äussere Flüssigkeitsschicht in ihrer Bewegung wesentlich beeinflussen. Wir müssen dann selbstverständlich mit dem Stäbchen in dieser Schicht rühren und würden selbst bei geringer Geschwindigkeit des Stäbchens die demselben benachbarten Schichten zum Stillstand oder zu entgegengesetzter Bewegung bringen. Rührten wir dagegen mit dem Stäbchen nahe dem Centrum, so würden wir dagegen mit grosser Rotationsgeschwindigkeit verhältnissmässig sehr wenig Einfluss ausüben auf die mittlern oder peripherischen Schichten.

Die strömende Flüssigkeit repräsentirt selbstverständlich die im Nerven verlaufenden Ströme. Die äusserste Schicht entspreche den Strömen, welche vorhanden sind in denjenigen Nerven, die zum Gastroknemius führen. Nach ungefährer Abschätzung dürften sie vielleicht ein Zwölftel bis ein Zehntel der gesammten Nervenmasse ausmachen.

Als Erkennungszeichen der verschiedenen Erregungsvorgänge im Nerven wurden bisher lediglich die Zuckungen des Gastroknemius beobachtet, obwohl die zu demselben gehörigen Nerven nur ein Zwölftel der gesammten Nervenmasse, nahe dem Querschnitte ausmachen. Nur was in diesem einen Zwölftel vor sich geht, wird durch die Zuckung des Gastroknemius angezeigt, mag in den übrigen elf Zwölfteln geschehen was da will; vorausgesetzt natürlich, dass dasjenige, was in diesen elf Zwölfteln geschieht, nicht direkt oder indirekt auf das letzte eine Zwölftel (die Gastroknemiusfasern) einwirkt.

Kehren wir nun wieder zu unserem Gleichniss, beziehungsweise zu dem auf Seite 8 entworfenen Schema des Nervenstammes zurück und nehmen wir an, dass die Nervenmasse A die Gastroknemiusfasern seien. Die Elektroden seien die eine am Querschnitte, die andere auf die Nervenfasergruppe C in passender Entfernung etwa 6 mm aufgesetzt. Den einfachsten Fall angenommen, würde dann der Gegenstrom, der stets viel grösser ist als der sogenannte Compensationsstrom (s. S. 23), den Nervenstrom einer Fasergruppe abschwächen, in einer zweiten gerade compensiren und in einer dritten übercompensiren. Das Aufhören dieses Gegenstromes liesse dann in der ersten Fasergruppe den abgeschwächten Strom wieder in seiner ursprünglichen Höhe aufsteigen, in der zweiten Fasergruppe ihn von Null aus ansteigen und in den dritten erst umkehren, und dann wieder ansteigen.

Wir haben bisher den Fall angenommen, die Elektroden seien so aufgesetzt, dass möglichst viel Stromantheile in dieselben eintreten; dann werden selbstverständlich durch die Gegenströme möglichst viel Nervenströme compensirt, in ähnlicher Weise, wie durch Rühren mit unserem Stäbchen *die* Flüssigkeitsschicht am ehesten zum Stillstand oder zur Umkehr gebracht würde, in deren Mitte man rührt.

Setzen wir dagegen die Elektroden einander sehr nahe, so können wir zwar die kleinen durch sie gehenden Stromantheile leicht compensiren; alle übrigen Abschnitte des Nerven werden aber hierdurch nicht oder kaum verändert. Es muss vielmehr, damit dieses geschehe, die Stärke der angewendeten Ströme bedeutend vergrössert werden, gerade so wie wir mit dem Stäbchen viel schneller rühren müssen, wenn wir es nahe dem Centrum und vielleicht nicht einmal in Kreisform bewegen und die peripheren Flüssigkeitsschichten zum Stillstand bringen wollen.

B. Versuchsresultate.

I. Die Lücke in den verschiedenen Muskeln des Oberschenkels.

Von diesem Gesichtspunkte aus, dass in verschienen Abschnitten des Nervenstammes verschiedene elektrische Zustände durch einen Gegenstrom erzeugt werden müssen, prüfte ich das Eintreten der Lücke bei den verschiedenen Muskeln des Oberschenkels. Wenn nämlich in der That der Eigenstrom in dem einen Theil der Nervenfasern, die nahe dem Querschnitte liegen, durch einen Gegenstrom abgeschwächt, in einem andern compensirt oder übercompensirt wird und wenn die Erklärung der Lücke, so wie sie *Grützner* gegeben hat, richtig ist, so müssen in den verschiedenen Muskeln des Oberschenkels die Lücken bei verschiedenen Stromstärken auftreten. Dahin abzielende Versuche bestätigten in der That unsere Annahme.

Versuch. Der ganze Oberschenkel eines mittelgrossen Frosches wurde in passender Weise auf einer Korkplatte über dem Hebel des Myographion befestigt. Nach einander wurden, während die Elektroden möglichst unverrückt an Querschnitt und Längsschnitt, 6 mm von einander entfernt lagen, die Zuckungen des Sartorius, der Flexoren des Fusses und des Rectus cruris gezeichnet und zu gleicher Zeit die Zuckungen der anderen Muskeln des Oberschenkels und Unterschenkels beobachtet. Zunächst zeigte sich, dass eine Reihe von Muskeln bei der Schliessung zuckten, während andere dabei völlig ruhig blieben. Aehnliches ergab sich wiederum bei anderen Muskeln für die Oeffnungszuckungen. Folgende Curven geben dafür ein Bild; in der Fig. I sind die Oeffnungszuckungen des Sartorius, in Fig. II die der Flexoren des Fusses, in Fig. III diejenigen des Rectus cruris gezeichnet. Eine eigentliche Lücke war in diesen Versuchen nicht vorhanden, wohl aber eine Andeutung derselben. In vielen andern Versuchen blieben die Zuckungen jedoch auf eine gewisse Strecke

ganz aus. Ich gebe jedoch in den Figuren I, II und III das, wie mir scheint häufigere Verhalten wieder.

Wie man sieht, treten erstens die Oeffnungszuckungen des Sartorius und Rectus cruris viel später auf, als die der Flexoren des Fusses. Erstere bei 20, letztere bei 10. Dem entsprechend findet sich die Lücke beim Sartorius und Rectus etwa bei 100, bei den Flexoren bereits bei 80. Wie kaum gesagt zu werden braucht, bezeichnen die Zahlen auf der Abscisse die Reizgrössen, ausgedrückt in Centimetern der Nebenschliessung, die dazu gehörigen Ordinaten die Zuckungshöhen.

Anderweitige Versuche zeigten uns, dass in der Regel die Muskeln des Oberschenkels sowohl mit ihren Oeffnungszuckungen später begannen (etwa bei 20) als auch bei stärkeren Strömen erst die Lücke zeigten (zwischen 90—110). Die Muskeln des Unterschenkels dagegen (Flexoren des Fusses und Gastroknemius) begannen ihre Oeffnungszuckungen etwa bei 10 und zeigten den Beginn der Lücke häufig schon bei 60.

Hervorgehoben zu werden verdient ausserdem noch, dass die Adductoren, sowohl wie die Flexoren der Zehen fast regelmässig Schliessungszuckungen zeigten, während alle übrigen Muskeln davon nichts aufwiesen. Nach dem Schema auf Seite 8 lassen sich diese Vorgänge leicht begreifen. Wenn durch einen Gegenstrom in den Nervenfasern A der Eigenstrom abgeschwächt, in B gerade compensirt und in C umgekehrt wird, so werden eben bei Schliessung und Oeffnung dieses Gegenstromes Erregungen nach folgendem Schema in den Muskeln A, B und C eintreten.

	S	O
A	R	Z
B	R	R od. Z
C	Z	Z

Mit einigen Worten haben wir hier noch zu erwähnen die Schliessungszuckungen, welche im Bereiche der Lücke im Gastroknemius beobachtet werden. Man sollte denken, dass im Bereiche der Lücke weder Oeffnungs- noch auch Schliessungszuckungen eintreten. Erstere desshalb nicht, weil der annähernd auf Null abgeschwächte Nervenstrom plötzlich wieder entsteht (siehe Erklärung der Lücke Seite 5), die Schliessungszuckungen andererseits nicht, weil eine Verringerung des Nervenstromes nach den neueren Auffassungen von *Grützner* über das Wesen der Oeffnungszuckungen nicht erregend wirken soll. Indessen ist zu berücksichtigen, dass die Schliessungszuckungen, welche wir z. B. in den Zehen und Adductoren beobachtet haben, durch ganz dieselben Ursachen bedingt werden, wie jene Schliessungszuckungen im Gastroknemius selbst.

Man hat sich eben nur vorzustellen, dass nicht alle motorischen Fasern des Gastroknemius in dieselben elektrischen Zustände durch den Gegenstrom versetzt werden. Vielmehr bestehen sicher

in den einzelnen Nervenfasern des Gastroknemius Zustände, wie wir sie in vorstehendem Schema entwickelt haben.

Uebrigens darf nicht vergessen werden, dass diese nicht gerade einfachen Erscheinungen noch durch die verschiedene Erregbarkeit physiologisch verschiedener Muskelgruppen verwickelt sein können. Indem ich bemerke, dass Herr Professor *Grützner* nächstens über diesen, bereits von *Ritter*, *Rollett* und Anderen bearbeiteten Gegenstand ausführlichere Mittheilungen bringen wird, füge ich hier nur folgende Beobachtung bei.

Versuch. Wenn man den Hüftnerv, der mit dem ganzen Schenkel in Verbindung ist, nahe seinem Querschnitt mit absteigenden Strömen reizt, so zeigt sich, dass, wenn die Elektroden etwa 5—7 mm entfernt sind, die Zuckungen stets zuerst auftreten in den Muskeln des Fusses und der Zehen; hierauf folgen die Beuger des Fusses, dann wird der ganze Schenkel gehoben und im Knie gebeugt und adducirt. Die Uebergänge vollziehen sich ziemlich allmälig. Rückt man dagegen die Elektroden verhältnissmässig nahe, so ist die Reihenfolge, in welcher sich die Muskelcontractionen einstellen, zwar dieselbe, die Uebergänge folgen jedoch viel schneller. Ausserdem treten alle Zuckungen bei viel stärkeren Strömen ein. Hieraus folgt, dass bei mittelweiten Elektroden die Ströme gewissermassen besser in ihren Bahnen bleiben und als verschieden starke Ströme in den einzelnen Nervenabschnitten schärfer von einander gesondert sind.

II. Abhängigkeit der Lücke von der Spannweite der Elektroden.

Wir sagten oben, dass die Lücke um so leichter zu Stande kommt, je besser die Compensation des Nervenstromes durch den Reizstrom ausgeführt werden könne. Dies geschieht nun am besten, wenn man bei mittelgrossen Fröschen die Elektroden, die eine am Querschnitte, die andere 5 bis 7 mm davon entfernt, auf den Längsschnitt aufsetzt. In diesem Falle gehen die meisten in dem Nerven befindlichen Stromantheile durch den ableitenden Bogen und können dann durch verhältnissmässig schwache Ströme in ihrer Totalität am besten beeinflusst werden. Rückt man dagegen die Elektroden einander immer näher und näher (indem natürlich die eine am Querschnitte sitzen bleibt), so werden die Bedingungen einer möglichst ausgiebigen Compensation der Nervenströme immer ungünstiger. Um auf unser früheres Beispiel auf Seite 9 zurückzukommen, ist es etwa so, wie wenn wir durch Rühren mit einem Stäbchen nahe dem Centrum der cylindrischen Flüssigkeitssäule die ganze Masse derselben oder gar die peripher gelegenen Theile von ihr zur Ruhe bringen wollten. Demnach ist es verständlich, dass wir unter diesen Umständen verhältnissmässig starke Ströme

zur erfolgreichen Reizung anwenden müssen*). Diese sind aber ungünstig für eine gute Compensation und, da letztere für das Zustandekommen der Lücke durchaus nothwendig ist, so sehen wir in der That die interessante Erscheinung, dass die Oeffnungszuckungen allmälig an Grösse zunehmen und keine Spur von einer Lücke zeigen. Andeutung derselben, d. h. Verkleinerung der Zuckungen, während sie bei schwächeren und stärkeren Strömen grösser werden, findet sich, wenn die Elektroden etwa 3—4 mm von einander entfernt sind. Wir haben also folgende Stufenreihen: 1. ganz nahe Elektroden, schlechte Compensation, — keine Lücke; 2. geringe Entfernung der Elektroden, unvollständige Compensation — Andeutung der Lücke; 3. passende Entfernung der Elektroden, gute Compensation — deutlich ausgeprägte Lücke. Schliesslich fügen wir noch bei, dass wenn die Entfernung der Elektroden jenes Optimum überschreitet, die Lücke gewöhnlich ausbleibt, offenbar, weil die Elektroden ein Nervenstück umspannen, in welchem sowohl starke absteigende, wie schwache aufsteigende Ströme vorhanden sind. Unter diesen Bedingungen dürfte aber eine gleichartige Compensation der Ströme in dem ganzen obern Nervenabschnitte kaum durchführbar sein. Es ist also Fall 4, allzugrosse Spannweite der Elektroden, keine passende Compensation, gewöhnlich keine Lücke. Hingegen sieht man in diesem letzten Falle schon zeitig Schliessungszuckungen bei Reizung mit aufsteigenden Strömen auftreten. Sie hängen höchst wahrscheinlich zusammen mit den in dem betreffenden Nervenabschnitte vorhandenen aufsteigenden Strömen. Und das ist die zweite, vielleicht häufigste Ursache der im Bereiche der Lücke zu beobachtenden Schliessungszuckungen (s. S. 12).

Versuch. 1. Die Elektroden liegen 1 mm von einander entfernt. Die entsprechende Figur IV zeigt keine Lücke.

2. Die Elektroden sind 3 mm von einander entfernt. Die entsprechende Figur V zeigt eine Andeutung der Lücke.

Die Elektroden 6 mm entfernt. Deutliche Lücke. Figur VI.

Die Elektroden 8 mm von einander entfernt. Frühzeitiges Auftreten der Schliessungszuckungen. Keine Lücke in den Oeffnungszuckungen. Fig. VII.

Alle diese Versuche wurden an *einem* Nerven angestellt. Ein Versuch dauert etwa 3 Minuten.

III. *(a)* Abhängigkeit der Lücke von der Stärke des Eigenstromes.

Wenn die Lücke in den Oeffnungszuckungen ein Interferenzphänomen in dem Sinne ist, wie es *Grützner* dargestellt hat, so

*) Aehnliche Erscheinungen berichtet *Biedermann* (Wiener Akademieber., Bd. 85, 3. Abth., 1882, S. 144), von der Reizung parallelfaseriger, verletzter Muskeln mit Gegenströmen. (Siehe l. c. S. 157.)

muss die Lücke um so später auftreten, je stärker die im Nerven vorhandenen Eigenströme sind, oder je schwerer sie aus irgend welchen Ursachen gerade auf Null compensirt werden können. Die Ströme im Nerven nahe dem Querschnitte kann man verstärken oder abschwächen, je nachdem man im Nerven einen Polarisationsstrom von der gleichen oder von der entgegengesetzten Richtung erzeugt. Schickt man also durch den Nerven nahe seinem Querschnitte einen ausreichend starken, absteigenden Strom, so wird der nach Oeffnung dieses entstehende Polarisationsstrom, weil er aufsteigend ist, den Nervenstrom abschwächen; das andere findet im entgegengesetzten Falle statt. Der Versuch bestätigt es, dass im ersten Falle die Oeffnungszuckungen viel früher beginnen als im zweiten und dass ferner die Lücke viel früher auftritt, wenn der Nervenstrom abgeschwächt, als wenn er verstärkt ist.

Zum Belege dienen folgende Versuche:

Versuch. Mittelgrosse Rana temporaria. Nerv wie immer möglichst hoch oben, nahe seinem Austritt aus dem Wirbelcanal mit einem Faden umschnürt. Elektroden, die eine am Querschnitte, die andere etwa 6 mm von ihr entfernt. Reizung mit aufsteigenden Strömen ergiebt, wie die Curve in Fig. VIII zeigt, die Lücke von 90--200 cent N. Nachdem der Nerv etwa 5 Min. ausgeruht hat, wird er von einem absteigenden Strom (1 Daniell 300 Nebenschliessung) eine halbe Minute durchflossen. Die Lücke ist viel weiter nach vorn gerückt und findet sich von 60—200 cent. N, wie Curve IX ausweist. Nach abermaliger Ruhe, wird der Nerv mit einem aufsteigenden Strome polarisirt; die Lücke tritt im vorliegenden Falle gar nicht auf (s. Curve X). Es ist also sehr leicht, den Ort der Lücke zu verändern und ihr Entstehen zu beeinflussen. Die Lücke tritt um so früher auf, je schwächer die in dem Nerven vorhandenen Ströme sind und um so später im entgegengesetzten Fall.

Grützner macht bereits in seiner oben citirten Arbeit auf die Thatsache aufmerksam, dass die Lücke nicht vorhanden oder kleiner ist, wenn man allmälig von stärkeren zu schwächeren Strömen übergeht, und erklärt sich die Sache folgendermassen: „Wenn ein starker Strom aus einem Nerven verschwunden ist, so befindet sich die Gegend der Anode und zwar längere Zeit hindurch in bedeutend erhöhter Erregbarkeit. Der nach Oeffnung starker aufsteigender Ströme in den Nerven einbrechende Nervenstrom findet also die Gegend der Anode in sehr hoher Erregbarkeit vor und löst demzufolge eine Zuckung aus.“ (Seite 170).

Jene beiden Auffassungen schliessen sich einander keineswegs aus, vielmehr fasst *Grützner* die erhöhte Erregbarkeit, welche sich nach Oeffnung eines Stromes an dessen Anode vorfindet, auf, als bedingt durch die Kathode des in dem Nerven entstehenden Polarisationsstromes*), worüber ausführliche Mittheilungen in Kurzem folgen werden.

*) Breslauer Aerztliche Zeitschrift. 1882. Nr. 23.

Die Stärke der elektrischen Ströme im Nerven ist ferner verschieden je nach der Dicke der Nervenstämme.

Von vornherein lässt sich sagen, dass die Nervenströme in den dicken Nerven schwerer zu compensiren sein werden als in den dünnen, einmal, weil die elektromotorische Kraft von dicken Nerven grösser ist als diejenige von dünnen, und zweitens, weil die in dem dicken Nervenstamm eingebetteten Nervenfasern, deren Strom compensirt werden muss, aller Wahrscheinlichkeit nach schwerer von den compensirenden Strömen erreicht werden, als wenn die betreffenden Nervenfasern allein oder nur mit wenigen anderen vermischt sind.

Wenn man demzufolge den Ort der Lücke in den Zuckungen des Gastroknemius vergleicht bei Reizung nahe dem Querschnitte des Nervenplexus und zweitens bei Reizung im Verlaufe des Nervenstammes, etwa 20 mm vom Muskel entfernt, wo der Nerv viel dünner ist, so sieht man in der Regel, dass die Lücke im ersten Falle später auftritt als im zweiten.

Dieselbe Beobachtung kann man anstellen, wenn man den Nervus tibialis allein oder mit dem Peroneus zusammen reizt. Isolation des Tibialis nahmen wir in der Weise vor, dass der Peroneus nahe den Muskeln durchschnitten und von dem Stamme des Hüftnerven abgezogen wurde. Es ist leicht, diese Isolation bis etwa 20 mm vom Muskel ab vorzunehmen. Man reizt also auf diese Weise dieselben Stellen des Nerven; Nur hat man das eine Mal die zu erregenden Nerven fast isolirt, im andern Falle dagegen mit vielfachen anderen Nerven vermengt. Folgende Versuche erläutern das Gesagte.

Versuch. Der Nerv wurde etwa 20 mm vom Muskel mit einem dünnen Faden unterbunden und die Elektroden eine am Querschnitte, die andere 6 mm davon entfernt, auf den Längsschnitt gelegt. Bei Reizung mit aufsteigenden Strömen traten die ersten Zuckungen bei 20 cent. N. auf, die Lücke hingegen von 80 ab (s. Fig. XI). Wurde der Tibialis allein gereizt, so begannen die Oeffnungszuckungen schon bei 10 cent. N., die Lücke bei 60 cent. N. (s. Fig. XII). Schliessungszuckungen waren in dem zweiten Fall gar nicht vorhanden. Ausserdem muss darauf hingewiesen werden, dass die Zuckungen im zweiten Falle (bei alleiniger Reizung des Tibialis) durchweg viel kleiner sind, als bei Reizung des ganzen Stammes (vergl. Fig. XI mit Fig. XII), eine offenbar höchst merkwürdige, aber mir vorläufig nicht ganz verständliche Erscheinung.

b. Künstliche Erzeugung der Lücke.

Grützner spricht in seiner oben erwähnten Arbeit die Behauptung aus, dass die Erscheinung der Lücke, weil sie ein Interferenzphänomen des Reiz- und Nervenstroms sei, niemals zu Stande komme an stromlosen Stellen. Diese Angabe ist richtig, so lange durch diese stromlose Nervenstelle keine irgendwie stärkeren Ströme geschickt worden sind, welche dieselbe durch Polarisation in eine mit Strom

behaftete umwandeln. Reizt man also eine stromlose Stelle mit immer stärkeren elektrischen Strömen, so sieht man nie eine Andeutung der Lücke. Vielmehr beginnen die Schliessungszuckungen ab- und aufsteigender Ströme, wie dies bereits *Grützner* angegeben hat, bei gleichen Stromstärken; und die Oeffnungszuckungen treten erst sehr spät ein, bei N > 200 Ctm.

Ganz anders dagegen gestaltet sich das Bild, wenn man die an sich stromlose Stelle vorher mit ausreichend starken Strömen polarisirt hat. Der Nerv führt dann in sich den Polarisationsstrom. Verwendet man nun Reizströme, die dem im Nerven vorhandenen Polarisationsstrom entgegengesetzt gerichtet sind, so sieht man wiederum die Erscheinung der Lücke. Will man dieselbe demnach bei Reizung mit absteigenden Strömen demonstriren, so muss man vorher durch den Nerven einen absteigenden Strom schicken. Der dann im Nerven entstehende aufsteigende Polarisationsstrom genügt, um die Lücke zu erzeugen. Das Entgegengesetzte findet selbstverständlich statt, d. h. die Lücke tritt auf bei Reizung mit aufsteigenden Strömen, wenn man vorher den Nerven mit aufsteigenden Strömen polarisirt hat.

Versuch. An einer stromlosen Nervenstelle wird das Elektrodenpaar mit einer Spannweite von 6 mm angelegt. Bei Reizung mit absteigenden Strömen ergiebt sich zunächst eine Reihe von Schliessungszuckungen, die nichts Erwähnenswerthes darbieten. Oeffnungszuckungen traten erst ganz am Ende auf. Hierauf wird der Nerv mit einem aufsteigenden Strom eine halbe Minute (2 Daniell, N 300) polarisirt. Wiederum sieht man weiter nichts als eine Reihe von Schliessungszuckungen und am Ende einige Oeffnungszuckungen (s. Curve XIII). Hierauf wird der Nerv mit absteigenden Strömen von gleicher Stärke eben so lange polarisirt und gleich hinterher mit absteigenden Strömen gereizt. Es treten schon bei Stromstärke 20 verhältnissmässig starke Oeffnungszuckungen ein, welche bei 170 cent. N verschwinden und bei 250 wieder beginnen. Die Lücke ist also ausserordentlich klar vorhanden. Schliessungszuckungen waren von 50 bis zu 300 N. vorhanden (Curve XIV). Ueber das Zustandekommen dieser Schliessungszuckungen ist offenbar dasselbe zu sagen wie oben Seite 12.

Versuch. Dieser Versuch stellt gewissermassen die Umkehrung des vorigen dar. Die Reihe der Schliessungszuckungen sowohl in dem Falle, als der Nerv nicht polarisirt war, wie auch in dem zweiten, als er mit absteigenden Strömen polarisirt und mit aufsteigenden gereizt wurde, zeigt nichts Bemerkenswerthes (Curve XV). Die Lücke trat aber wiederum ein, als der Reizstrom dem im Nerven vorhandenen, durch die Polarisation erzeugten, entgegengesetzt war. (Curve XVI).

Diese Thatsachen erklären nun in höchst einfacher Weise die Angaben, welche *Tiegel* über die Vergrösserung und Verkleinerung von Zuckungen gemacht hat, die durch Inductionsschläge erzeugt wurden. Auf Seite 32 der *Tiegel*'schen Arbeit finden wir zwei Versuche verzeichnet. Der eine (Fig. 12) besteht darin, dass, nachdem ein Nerv längere Zeit hintereinander (60 Zuckungen innerhalb 4 Minuten) mit schwachen Schliessungsinductionsschlägen von der

Stärke 20 gereizt worden ist, einige gleichgerichtete starke Inductionsschläge von der Stärke 1000 die Wirkung der vorigen Inductionsschläge aufheben und sie erst nach einiger Zeit, wenn auch schwächer als vorher wirken lassen. Nach unserer Auffassung liegt hierin nur ein besonderer Fall des allgemein bekannten Gesetzes vor, dass ein von einem Strom durchsetzter Nerv unempfindlich wird für die Schliessung eines Stromes derselben Richtung, weil nach der Ansicht von *Grützner* dem neuen Reizstrom sich der durch den vorigen erzeugte polarisatorische Gegenstrom hindernd in den Weg stellt (s. S. 15). Reizt man also einen Nerv einige Male hintereinander mit einer Stromstärke 1000, so ist es leicht begreiflich, dass die geringe Stromstärke 20, die vorher wirksam war, jetzt nicht mehr wirkt. Diese Erklärung gilt übrigens auch, wenn die Reizströme dieselbe Richtung haben, wie die Eigenströme des Nerven, was bei *Tiegel* in vorliegendem Fall sicher stattgefunden hat.

Nicht so einfach, aber ähnlich ist das Resultat des Versuches in Fig. 11 zu erklären, in welchem ein Nerv mit verhältnissmässig starken Inductionsströmen von der Stärke 200 sehr lange (über 1000 Zuckungen) gereizt worden war und durch Reizung mit noch stärkeren, gleichgerichteten Strömen von der Stärke 1000 eine Vermehrung der Reizwirkung mit den früheren Stromstärken aufwies. Die von *Tiegel* in diesem Falle angewendeten Reizströme hatten sicher die entgegengesetzte Richtung wie die Nervenströme. Das geht schon mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit daraus hervor, dass trotz der grösseren Reizstärken (200 gegen 20 im ersten Fall) die Zuckungen doch viel kleiner sind. Ermüdungseinflüsse allein dürften wohl diese Wirkung nicht gehabt haben. Dem Reizstrom setzt sich also fortwährend ein mässig starker Nervenstrom entgegen. Jetzt wird der Nervenstrom bedeutend verstärkt durch den gleich gerichteten polarisatorischen Nachstrom und es schneiden, so zu sagen, die jetzt folgenden verhältnissmässig schwachen, entgegengesetzten Reizströme kleine Einschnitte in jenen continuirlichen Strom hinein, so wie dies in Fig. 6 der *Grützner*'schen Arbeit angedeutet ist. Da bei diesen Einschnitten unserer Meinung nach jedoch nur der wiederansteigende Schenkel reizend wirkt, so wirkt dieser um so besser, von je beträchtlicherer Höhe er ansteigt. Es ist also so, wie wenn wir uns bei unseren Reizversuchen in der Nähe der Lücke oder in ihr selber befänden und die Reizströme abschwächten. Je schwächer dieselben werden, um so stärker wirkt ihre Oeffnung; die Lücke verschwindet oder die kleinen Zuckungen in ihrer Nähe werden grösser. In dem Versuch von *Tiegel* bleibt zwar der

Reizstrom derselbe, nur wird der Bestandstrom plötzlich stärker. Die gleich tiefen Einschnitte nähern sich also weniger der Nulllinie, als vorher. In unsern Versuchen bleibt der Bestandstrom derselbe, der Reizstrom wird aber immer schwächer. Die ungleich tiefen Einschnitte nähern sich ebenfalls immer weniger der Nulllinie; daher in beiden Fällen die Vergrösserungen der Zuckungen.

Hiezu kommt noch, dass sich *Tiegel* keiner unpolarisirbaren, sondern polarisirbarer Metallelektroden bedient hat, welche die Einflüsse der Polarisation in noch viel höherem Masse zeigen müssen, als wenn man unpolarisirbare Elektroden verwendet.

c. Anderweitige künstliche Erzeugung der Lücke.

Es ist leicht in einem Nervenabschnitt einen Strom zu erzeugen, wenn man den Nerven quetscht oder mit einem Faden umschnürt. Ist die Umschnürung nicht zu hochgradig, so kann man dann auch oberhalb derselben, wo im Nerven aufsteigende Ströme vorhanden sind, die Lücke sehr gut demonstriren. Man hat die genannte Stelle nur mit absteigenden Strömen zu reizen. Sonst ist, wie aus den Arbeiten von *Tiegel* und *Grützner* hervorgeht, die Lücke mit absteigenden Reizströmen nicht leicht zu demonstriren.

IV. Abhängigkeit der Lücke von der Schliessungsdauer der reizenden Ströme.

Zu den mannigfachen Bedingungen, welche den Ort der Lücke und ihre Grösse beeinflussen, gehört auch die Dauer, während welcher die Reizströme geschlossen bleiben. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Lücke sich verkleinert durch die Länge der Schliessungsdauer und sich vergrössert durch ihre Kürze. Die Vergrösserung der Lücke erfolgt dadurch, dass obwohl die Oeffnungszuckungen vor der Lücke bei kurzdauernden Strömen später aufhören als bei länger dauernden Stromschlüssen, die Oeffnungszuckungen nach der Lücke jedoch viel später beginnen, wie aus folgenden Versuchsbeispielen hervorgeht.

Versuche. Bei sehr kurzdauernden Stromschlüssen begann die Lücke bei 80, endete bei 200 (siehe Curve XVIII). Bei Stromschlüssen, die eine Sekunde dauerten, begann sie bei 70 und endete bei 180 (siehe Curve XVII), war also nach rechts (den grossen Zahlen zu) um 20 verkürzt und nach links um 10 verlängert, im Ganzen also um 10 verkürzt. Bei noch länger dauernden Stromschlüssen (2 Sekunden) verlängerte sich die Lücke bis auf 60 und verkürzte sich bis auf 120 (siehe Curve XIX), war also im Ganzen um 50 verkürzt im Vergleich zum vorigen Fall.

Es scheint uns diese Verschiebung der Lücke in folgender Weise erklärt werden zu können. Es ist bekannt, dass die Nerven um

so stärker polarisirt werden, d. h. dass ein durch den Nerven geschickter Strom bei seiner Oeffnung einen um so stärkeren entgegengesetzten Polarisationsstrom erzeugt, je länger der ursprüngliche Strom durch den Nerven gegangen ist. Haben wir demnach den Reizstrom, der stärker als der Nervenstrom ist und diesen umkehrt, 2 Sekunden durch den Nerven geschickt, so wird der jetzt entstehende Polarisationsstrom stärker sein, als wenn der Strom nur 1 Sekunde oder noch kürzere Zeit durch den Nerven gesendet war. Bei der Oeffnung des Reizstromes tritt allso plötzlich der immer gleiche Nervenstrom auf im Verein mit dem Polarisationsstrom, der mit der Länge der Durchströmung an Grösse zunimmt. Daher zeigt sich schon bei verhältnissmässig schwachen Strömen, wenn man sie nur länger geschlossen hält, eine Oeffnungszuckung und die Lücke engt sich sehr bedeutend von rechts her ein. Nebenbei bemerkt beweist dies, dass bei diesen Zuckungen nach der Lücke neben dem Nervenstrom auch der Polarisationsstrom eine wichtige Rolle spielt, wie denn überhaupt die längst bekannte Thatsache, dass die Oeffnungszuckungen in der Regel um so besser auftreten, je länger man den Reizstrom geschlossen hält, hierdurch nach der Ansicht von *Grützner* ihre einfache Erklärung findet.

In ähnlicher Weise begreift man, dass bei länger dauernden Stromschlüssen die Oeffnungszuckungen vor der Lücke früher aufhören, als bei kurz dauernden Stromschlüssen. Wir haben eben nur anzunehmen, dass ein dem Nervenstrom entgegengesetzt gerichteter Strom jenen um so eher auf Null reduzirt, je länger er den Nerv durchsetzt. Ein schwächerer, aber länger dauernder Gegenstrom ist daher gleichwerthig einem stärkeren, aber kürzer dauernden. Demnach verlängern lang dauernde Ströme die Lücke, wenn auch nur verhältnissmässig wenig nach links, während kurz dauernde sie von links her einengen.

Diese Zuckungen vor der Lücke werden aber viel weniger durch die Dauer der Stromschlüsse beeinflusst, als diejenigen nach derselben. Bei diesen ist eben der Polarisationsstrom von viel grösserer Bedeutung.

V. Die Lücke bei Schliessung und Oeffnung im Haupt- und Nervenkreise.

Wie oben Seite 7 auseinander gesetzt, waren unsere Apparate so eingerichtet, dass wir den elektrischen Strom entweder in dem sogenannten Säulen- oder Hauptkreise oder aber in dem Nervenkreise öffnen und schliessen konnten. In dem ersten Falle befand sich der Quecksilber-Contactschlüssel zwischen Säule und Rheochord, in dem zweiten zwischen Rheochord und Nerv.

Es hat bereits *Du Bois-Reymond**) darauf hingewiesen, dass bei elektrischen Reizversuchen hin und wieder ein bedeutender Unterschied entsteht, je nachdem man im Hanpt- oder Nervenkreise schliesst oder öffnet. So musste er beispielsweise, um bei Schliessen und Oeffnen des Nervenkreises Zuckung zu erhalten, der Nebenleitung eine viel grössere Länge geben (also viel stärkere Ströme anwenden) als bei Schliessung und Oeffnung im Hauptkreise. Der Unterschied erwies sich recht bedeutend, indem bei Schliessung und Oeffnung der Hauptleitung schon eine Zuckung eintrat bei wenigen Centimetern der Länge der Nebenleitung, während manchmal zwei Meter Länge des Nebenschliessungsdrahtes nicht ausreichten, um bei Schliessen und Oeffnen im Nervenkreise Zuckungen zu erlangen. *Du Bois-Reymond* verwendete bei diesen Versuchen einfache Platinelektroden und erklärte demnach die eben beschriebenen Erscheinungen auf folgende Weise (Seite 197 und 198):

„Schliesst man die Hauptleitung nach dem Nervenkreise, so bricht in letzteren der Zweigstrom in seiner vollen, durch das Verhältniss der Wiederstände bedingten Grösse ein. Oeffnet man die Hauptleitung, so hört im Nervenkreise, freilich nur der durch die Polarisation auf das äusserste geschwächte Strom auf. Allein ihm folgt auf dem Fusse, da ihm die Bahn der Nebenleitung offen steht, der Polarisationsstrom im umgekehrten Sinne, dem im ersten Augenblicke ungefähr die Stärke des primären zukommt, und der also im hohen Grade befähigt ist, Zuckungen zu bewirken. Im Polarisationsstrome gleichen sich im Nu die Ladungen zum grössten Theile ab, so dass, wenn man den Schlüssel in der Hauptleitung wieder schliesst, dasselbe Spiel von vorn beginnt.

Schliesst man dagegen den Nervenkreis nach der Hauptleitung, so wird das erste Mal freilich die Stromstärke die nämliche sein, wie beim Schliessen der Hauptleitung nach dem Nervenkreise. Weil aber beim Oeffnen des Nervenkreises den sich alsbald entwickelnden Ladungen die Gelegenheit zur Abgleichung genommen wird, so bleibt erstens die Oeffnung selber vergleichsweise wirkungslos, zweitens wird auch für eine binnen nicht zu langer Frist darauf folgende Schliessung die Stromstärke nicht wieder hergestellt.

Dass die Polarisation hier im Stande ist, einen so bedeutenden Unterschied zu bewirken, wird verständlich aus der grossen absoluten Schwäche der Ströme, die bereits das Maximum der Zuckung herbeiführen, in Verein mit dem bekannten Gesetze, wonach die Po-

*) Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel und Nervenphysik von *Du Bois-Reymond*, B. I, Seite 196.

larisation mit Zeit und Stromstärke wächst. Es handelt sich also, damit alles klar sei, nur noch um den Nachweis, dass bei vollkommener Gleichartigkeit der Platinelektroden wirklich die Schliessungszuckung vom Schlüssel im Nervenkreise aus bei derselben Länge der Nebenleitung auftrete, wie die vom Schlüssel in der Hauptleitung aus. Dieser Nachweis gelingt, wenn man die Beobachtung darauf richtet, denn auch leicht; weil aber vom Schlüssel im Nervenkreise aus nur eben die erste Schliessungszuckung erfolgt und dann meist keine wieder, so erhält man bei der ersten rohen Untersuchung den Eindruck jener ungeheuren Ueberlegenheit der Reizung vom Schlüssel in der Hauptleitung aus.

Es geht hieraus die Weisung hervor, wenn man es nicht vermeiden kann, sich bei Reizversuchen am Rheochord polarisirbarer Elektroden zu bedienen, erstens die Schliessung und Oeffnung im Nervenkreise vorzunehmen, um nicht Täuschungen durch den Polarisationsstrom ausgesetzt zu sein; zweitens, unter keinen Umständen die Erscheinungen beim Oeffnen und Schliessen des Nervenhreises mit denen beim Schliessen und Oeffnen der Hauptleitung in Vergleich zu bringen.“

Ueber denselben Gegenstand machten später *Hering**) sowohl wie *Biedermann***) eine Reihe von Beobachtungen. Sie verwendeten ausschliesslich unpolarisirbare Elektroden, so dass hier nur eine innere Polarisation im Nerven oder Muskel selber, dagegen nicht eine äussere zwischen den thierischen Geweben und Elektroden sich störend einschieben konnte. Indessen ist in den genannten Arbeiten bereits ein neuer Punkt zu erwähnen, den auch *Grützner* als ungemein wichtig für den Erfolg elektrischer Nervenreizung kennen gelernt hatte, nämlich das Vorhandensein von Eigenströmen in Nerven und Muskeln, welche sich zu den Reizströmen algebraisch addiren und je nach ihren Richtungen diese im hohen Masse abschwächen oder verstärken, beziehungsweise an und für sich reizend wirken können. *Hering* fand, dass wenn man in der Nähe des Querschnittes mit immer stärker werdenden aufsteigenden Strömen reizt, die Oeffnungszuckung zuerst bei Oeffnung des Kettenkreises und erst mit wesentlich stärkeren Strömen auch bei Oeffnung des Nervenkreises auftritt, und analog zeigt sich die Schliessungszuckung zunächst bei Schliessung des Kettenkreises und erst bei Verstärkung des Stromzweiges auch bei Schliessung im Nervenkreise. Zweitens fand *Hering*, dass, wenn man mit den schwächsten abstei-

*) Wiener Sitzungsberichte, Band 85, 3. Abtheilung, 1882, S. 237.
**) Ebenda, S. 144.

genden Strömen zu reizen beginnt, die Schliessungszuckung zuerst beim Schliessen im Nervenkreise und erst bei stärkeren Strömen auch beim Schliessen im Hauptkreise auftritt. Das Analoge gilt von den Oeffnungszuckungen.

Ich will auf alle diese *Hering*'schen und *Biedermann*'schen Versuche hier nicht näher eingehen und nur bemerken, dass die aufsteigenden Ströme, welche wir in der Nähe des Querschnittes verwendeten, um die scheinbaren Oeffnungszuckungen vor der Lücke zu erzeugen, stets bedeutend stärker waren, als zur sogenannten Compensation des Nervenstromes*) gehörte. Die Anwendung von so schwachen Strömen ergab bei unseren verhältnissmässig wenig erregbaren Nervmuskelpräparaten überhaupt gar keine Zuckung. Sie traten in der Regel bei unseren Versuchsanordnungen erst auf bei Stromstärken, bedingt durch eine Nebenschliessung von 10—20 Centimeter, während die Nervenstromcompensation schon zu beobachten ist bei einer Grösse der Nebenschliessung von 5 Centimeter und darunter.

Nach der Auffassung von *Grützner* entstehen die Oeffnungszuckungen vor der Lücke, wie schon oben erwähnt, dadurch, dass der auf einen gewissen Bruchtheil seiner Höhe abgeschwächte Nervenstrom bei Oeffnung des entgegengerichteten Reizstroms plötzlich wieder zu seiner ganzen Höhe ansteigt. Je nachdem nun dieser ansteigende Strom sich besser oder schlechter durch den Nerven ausgleicht, um so besser oder schlechter wird natürlich seine Reizwirkung sein. Nun ist es leicht begreiflich, dass der Nervenstrom der Regel nach sich besser ausgleichen wird durch die metallische Nebenschliessung, als durch den Nerven selber. Da nun bei Oeffnung im Hauptkreise der Nervenstrom stets durch den geschlossenen metallischen Nervenkreis sich ausgleichen kann, während bei Oeffnung im Nervenkreise diess nicht der Fall ist, so ist es verständlich, dass die scheinbaren Oeffnungszuckungen früher beim Oeffnen im Hauptkreise beginnen als beim Oeffnen im Nervenkreise. Auch hören sie aus ähnlichen Gründen im ersten Falle früher auf. Die Figuren XX und XXI geben hierfür einen Beleg. Sie sind an ein und demselben Nerven unter bekannten Bedingungen gewonnen. Die Zuckungen vor der Lücke reichten in dem einen Fall (Fig. XX, Oeffnen im Hauptkreise) von 20—130 Cm. N, im

*) Unter sogenannter Compensation des Nervenstromes im gewöhnlichen Sinne des Wortes verstehe ich die Anwendung eines gegen den Nervenstrom gerichteten Stromes, der den im abgeleiteten Bogen durch die Boussole gehenden Stromzweig gerade auf Null reduzirt, wie das zuerst *Du Bois-Reymond* beschrieben hat. (Gesammelte Abhandlungen, Bd. 1, S. 176.)

andern von 30—140 Cm. N (Fig. XXI, Oeffnen im Nervenkreise). In der grossen Zahl von Versuchen, die ich nach dieser Richtung angestellt, beobachtete ich zunächst Fälle mit noch ausgezeichneteren Unterschieden, wie Fig. XX und XXI zeigen, ferner hin und wieder, wenn auch selten, Fälle, in denen sich die Zuckungen ihrer Höhe und ihrem Orte nach durchaus gleich verhielten beim Schliessen und Oeffnen im Haupt- und Nervenkreise. Ja, es kommen schliesslich, wenn auch äusserst selten, Fälle vor, wo die Zuckungen bei der Schliessung und Oeffnung im Nervenkreise früher auftreten, als bei Schliessung und Oeffnung im Hauptkreise. Es sind das offenbar Fälle, in denen der Strom, welcher durch die Gastroknemius-Nerven hindurchgeht, sich durch die übrigen Antheile des Nervenstammes ebenso gut oder besser ausgleichen kann, als durch die metallische Nebenschliessung im Nervenkreise.

Die Oeffnungszuckungen nach der Lücke anlangend, so verhalten sie sich ebenso, wie diejenigen vor der Lücke, d. h. bei Oeffnung im Hauptkreise treten sie früher auf als bei Oeffnung im Nervenkreise. Die Ursachen sind dieselben, nur dass dieses Mal der Nervenstrom entsteht nicht von einer positiven, sondern von einer negativen Höhe und ausserdem noch durch den polarisatorischen Nachstrom vermehrt wird, der überhaupt (s. S. 20) die Zuckungen nach der Lücke in hohem Maasse beeinflusst. Indem jetzt beide Ströme vereint in dem Nerven entstehen, können sie sich wiederum besser ausgleichen durch den metallenen Nervenkreis, als durch den Nerven allein; es treten demzufolge auch die Oeffnungszuckungen nach der Lücke früher auf bei Oeffnung im Hauptkreise als bei Oeffnung im Nervenkreise. (Vergleiche Fig. XX und XXI, Beginn der Oeffnungszuckungen bei 220, beziehungsweise bei 260.) Alle die genannten Thatsachen gelten aber nur unter der Bedingung, dass die eine Elektrode in unmittelbarer Nähe des Querschnittes und die andere 5—7 mm davon entfernt ist (mittelgrosse Frösche). Rückt man dagegen die Elektroden viel näher (4—3, 2, 1 mm), so sieht man, dass, wie schon oben (S. 14) erwähnt, die Oeffnungszuckungen später und bei Oeffnung im Haupt- und Nervenkreise gleich auftreten. Eine Lücke lässt sich überhaupt nicht nachweisen.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die Resultate vorliegender Arbeit im Sommersemester 1882 und im Wintersemester 1882/1883 gewonnen und die Arbeit selbst im Monat März 1883 abgeschlossen wurde.

Fig. I.

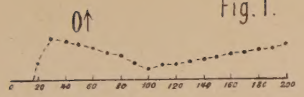

Fig. II.

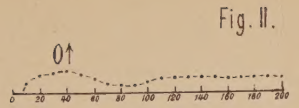

Fig. III

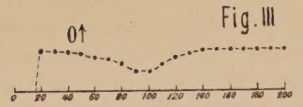

Fig. IV.

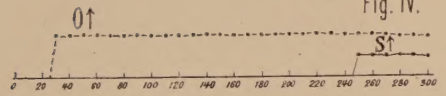

Fig. V.

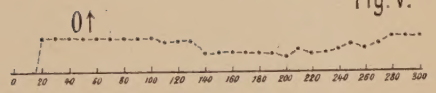

Fig. VI.

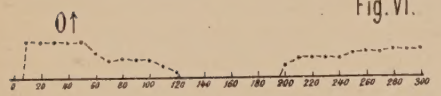

Fig. VII.

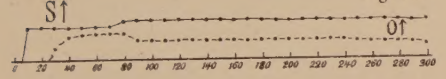

Fig. VIII.

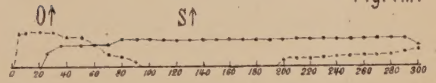

Fig. IX.

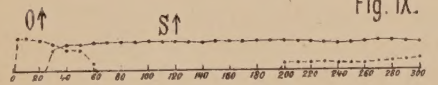

Fig. X.

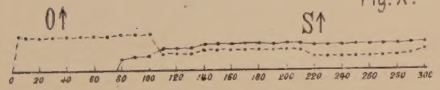

Fig. XI.

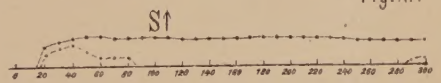

Fig. XII.

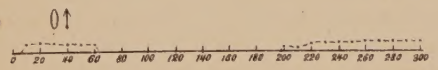

Fig. XIII.

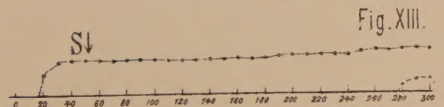

Fig. XIV.

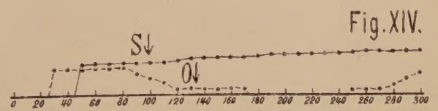

Fig. XV.

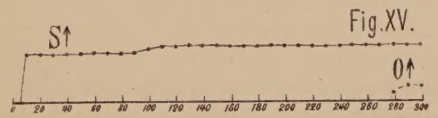

Fig. XVI

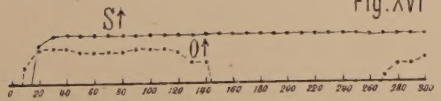

Fig. XVII.

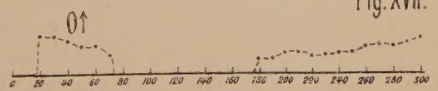

Fig. XVIII.

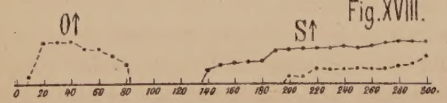

Fig. XIX.

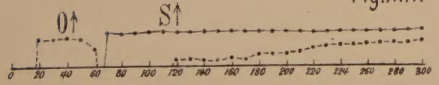

Fig. XX.

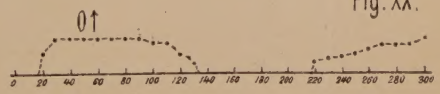
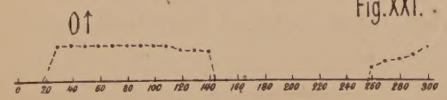
Fig. XXI.